



Quaternaire

Revue de l'Association française pour l'étude du
Quaternaire

vol. 22/1 | 2011
Volume 22 Numéro 1

Les coprolithes de hyène (*Pachycrocuta brevirostris*) de la couche 2 du site villafranchien de Ceyssaguet (Lavoûte-sur-Loire, Haute-Loire, France) : analyse pollinique et indications paléoenvironnementales

*Hyaena coprolites (Pachycrocuta brevirostris) from the Ceyssaguet
villafranchian site (Lavoute-sur-Loire, Haute-Loire, France) : pollen analyses and
palaeoenvironmental indications*

Jacqueline Argant et Marie-Françoise Bonifay



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5808>
DOI : 10.4000/quaternaire.5808
ISSN : 1965-0795

Éditeur

Association française pour l'étude du quaternaire

Édition imprimée

Date de publication : 1 mars 2011
Pagination : 3-11
ISSN : 1142-2904

Référence électronique

Jacqueline Argant et Marie-Françoise Bonifay, « Les coprolithes de hyène (*Pachycrocuta brevirostris*)
de la couche 2 du site villafranchien de Ceyssaguet (Lavoûte-sur-Loire, Haute-Loire, France) : analyse
pollinique et indications paléoenvironnementales », *Quaternaire* [En ligne], vol. 22/1 | 2011, mis en ligne
le 01 mars 2014, consulté le 06 mai 2019. URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5808> ;
DOI : 10.4000/quaternaire.5808

LES COPROLITHES DE HYÈNE (*PACHYCROCUTA BREVIROSTRIS*) DE LA COUCHE 2 DU SITE VILLAFRANCHIEN DE CEYSSAGUET (LAVOÛTE-SUR-LOIRE, HAUTE-LOIRE, FRANCE): ANALYSE POLLINIQUE ET INDICATIONS PALÉOENVIRONNEMENTALES



Jacqueline ARGANT¹ & Marie-Françoise BONIFAY²

RÉSUMÉ

Le gisement paléontologique de Ceyssaguet fouillé par M.-F. Bonifay de 1984 à 1997 a fourni une faune abondante d'âge villafranchien datée de 1,2 Ma. La nature loessique du sédiment encaissant s'est montrée défavorable à la conservation du pollen, interdisant toute reconstitution du milieu végétal contemporain. La découverte de coprolithes de hyènes a donné l'opportunité d'effectuer une analyse pollinique sur un milieu de conservation fiable. Le pollen extrait des cinq coprolithes analysés, indique des conditions climatiques tempérées fraîches, et un paysage en mosaïque où se côtoient des zones boisées et des espaces ouverts où pouvaient évoluer les grands herbivores.

Mots-clés : coprolithes, analyse pollinique, paléoenvironnement, Villafranchien, Ceyssaguet, Haute-Loire.

ABSTRACT

HYAENA COPROLITES (*PACHYCROCUTA BREVIROSTRIS*) FROM THE CEYSSAGUET VILLAFRANCHIAN SITE (LAVOÛTE-SUR-LOIRE, HAUTE-LOIRE, FRANCE): POLLEN ANALYSES AND PALAEOENVIRONMENTAL INDICATIONS

The palaeontological site of Ceyssaguet, excavated by M.-F. Bonifay from 1984 to 1997, has yielded an abundant quantity of faunal remains of Villafranchian age, dated to 1.2 My. Since pollen present in the loessic host sediment was badly preserved, it cannot be used for reconstructions of the contemporary vegetation. The discovery of coprolites of hyaena provided the opportunity to analyse pollen preserved in reliable conditions. The pollen grains extracted from five coprolites indicate cool temperate climatic conditions, and a mosaic landscape, with wooded areas and open spaces suitable for large herbivores.

Key-words: coprolites, pollen analysis, palaeoenvironment, Villafranchian, Ceyssaguet, Haute-Loire.

1 - PRÉSENTATION DU SITE ET PROBLÉMATIQUE

Le gisement de Ceyssaguet (Lavoûte-sur-Loire, Haute-Loire) est situé sur la pente externe d'un volcan, aux deux tiers de sa hauteur d'origine (fig. 1); après son explosion il a engendré un lac de maar qui surplombait le gisement quand celui-ci se formait. L'exutoire du lac a creusé une petite gorge dans les basaltes encaissant où les lœss ont pu se déposer et conserver les ossements fossiles découverts en 1984.

Ce site est important pour plusieurs raisons :

Fouillé jusqu'en 1997 (Bonifay, 1984; 1986; 1989; 1996), il a révélé une faune du Villafranchien terminal

relativement abondante et dont la majorité des données paléontologiques a été publiée. Les Proboscidiens (Aouadi & Bonifay, 1998), les Carnivores (Tsoukala & Bonifay, 2004), les Cervidés (Croitor & Bonifay, 2001) et les Équidés (Aouadi, 2001) forment la majorité de la population fossile.

Les basaltes du volcan ont été datés de 1,4 Ma au Laboratoire de Volcanologie de Clermont-Ferrand (*in letteris*) et les faunes qui proviennent de la pente externe du volcan se sont fossilisées après l'explosion de celui-ci et encore durant l'existence du lac de maar. Le laps de temps entre l'éruption volcanique et la formation du gisement ne peut dépasser 200 000 ans au maximum, ce qui permet de situer ces faunes villafranchiennes tardives aux environs

¹ Université Aix-Marseille I, LAMPEA - UMR 6636, Institut Dolomieu, 15 rue Maurice Gignoux, F-38031 GRENOBLE cedex. Courriel : j.argant@wanadoo.fr

² Université de Provence - Aix-Marseille I, LAMPEA - UMR 6636, Maison Méditerranéenne des Sciences de l'Homme, 5 rue du Château de l'Horloge, F-13094 AIX-EN-PROVENCE cedex 2. Courriel : mfbonifay@gmail.com

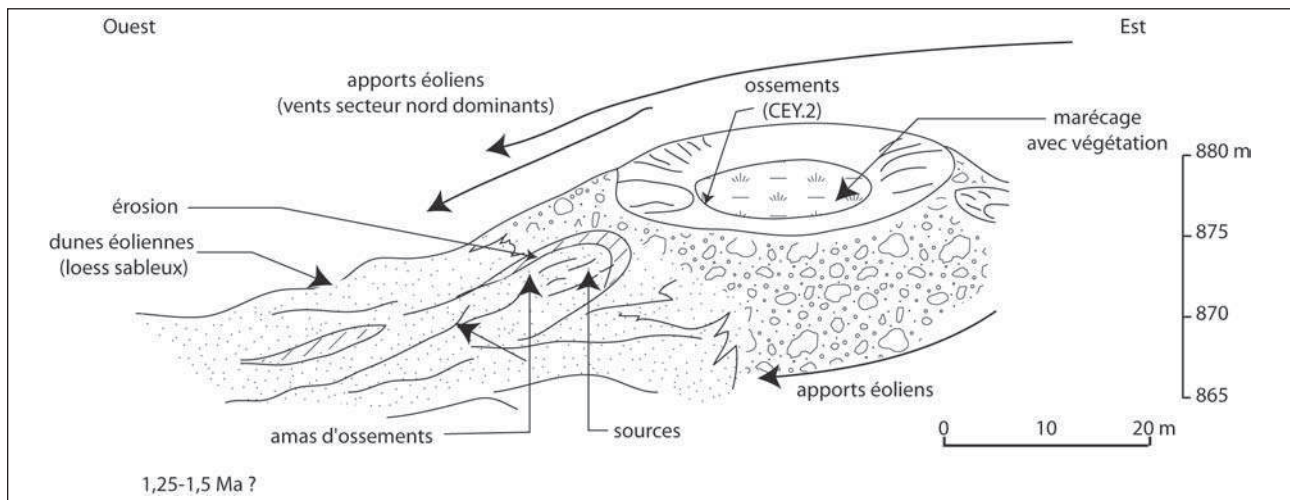


Fig. 1 : Ceyssaguet (Haute-Loire). Situation du gisement fossilifère au moment de sa formation sur les pentes du volcan.

Fig. 1: Ceyssaguet (Haute-Loire). Location of the fossil site during its formation on the slopes of the volcano.

de 1,2 Ma. Les faunes de Ceyssaguet appartiennent au groupe de faunes de «Tasso / Farneta» (Alberdi *et al.*, 1998), ensemble de transition comportant des espèces villafranchiennes communes à l'Europe de l'Ouest, ne perdurant pas parmi les faunes «galériennes» qui leur font suite: *Mammuthus meridionalis*, *Homotherium crenatidens*, *Equus stenonis*, *Ursus etruscus*, *Megantereon cultridens*, *Acinonyx pardinensis*, *Pachycrocuta brevirostris*. D'autres espèces sont présentes à Ceyssaguet et en Italie comme *Euctenoceros ctenoides* et *Praemegaceros obscurus*, absentes par contre en Espagne. A contrario, *Metacervoceros rhenanus* et *Vulpes alopecoides* qui se retrouvent présents à Ceyssaguet, sont connus en Espagne mais absents d'Italie, confirmant le rôle de carrefour migratoire du Velay au Pléistocène inférieur. Enfin, les faunes de Ceyssaguet révèlent la présence d'espèces qui annoncent les périodes suivantes: *Panthera gombaszoegensis*, *Canis falconeri*, *Lynx lynx* et *Palaeloxodon antiquus*.

En raison de son âge et de sa position biostratigraphique (fin du Villafranchien), de sa position géographique médiane en Europe de l'Ouest et de sa faune variée, la connaissance du milieu environnant du site de Ceyssaguet revêt donc un intérêt tout particulier.

Jusqu'à ce jour, la reconstitution du paléoenvironnement contemporain de la faune était impossible, ne pouvant pas s'appuyer sur les micromammifères totalement absents, ni sur le pollen, non préservé: en effet les essais effectués à l'époque par J.-P. Suc sur les sédiments loessiques de cette couche n'ont rien donné. Mais l'avant-dernière année de fouilles il a été trouvé une vingtaine de coprolithes de *Pachycrocuta brevirostris*, la plupart groupés très près d'un crâne de cerf (fig. 2) et associés à des ossements de *P. brevirostris*.

De texture compacte, ils contiennent souvent des fragments osseux prouvant qu'ils correspondent bien à un carnivore broyeur d'os. Leur forme légèrement oblongue avec une partie distale plane ou légèrement déprimée opposée à un apex pointu, et leur couleur blanc jaunâtre, sont bien caractéristiques des coprolithes de hyène

(Horwitz & Goldberg, 1989; Carrión *et al.*, 2001). Enfin, leurs dimensions s'intègrent bien dans l'ensemble des coprolithes de *Pachycrocuta brevirostris* d'autres sites européens (fig. 3).

L'analyse pollinique méritait d'être tentée sur ces coprolithes à la fois bien identifiables et bien repérés en stratigraphie.

2 - MATÉRIEL ET MÉTHODE

D'une manière générale, les coprolithes, excréments fossilisés, constituent un matériel précieux pour le palynologue (Leroi-Gourhan, 1966). Depuis les années 50 avec les travaux pionniers de Callen (Bryant & Dean, 2006) de nombreuses études en font la démonstration et s'appuient sur la comparaison, indispensable, avec le matériel actuel (Scott, 1987; Horwitz & Goldberg, 1989; Argant, 1990; Scott *et al.*, 2003).

Tous les animaux, quel que soit leur régime, absorbent quotidiennement des grains de pollen et des spores. Dans le cas des Carnivores:

- avec l'eau de boisson et la nourriture, s'il s'agit de proies: peau, contenu de la panse des herbivores, viscères, et en léchant leur fourrure ou leurs pattes;
- de nombreux Carnivores mordillent et consomment volontiers des petites branches, des écorces, des cailloux même. Ils mâchent et avalent fréquemment de l'herbe ou de la paille afin de favoriser leur transit intestinal.

Résistant aux sucs digestifs, le pollen se retrouve dans les excréments après un transit intestinal de trois jours en moyenne. Dans le cas des animaux qui broient les os (Canidés, Hyénidés...), le taux de minéralisation élevé et en particulier la richesse en phosphates des excréments explique leur fossilisation rapide (Martill, 1994). Les insectes coprophages n'ont pas de prise sur les coprolithes durs et leur conservation en surface est possible pendant un an ou plus en milieu sec et de nombreuses années en grotte (Larkin *et al.*, 2000). Ces coprolithes

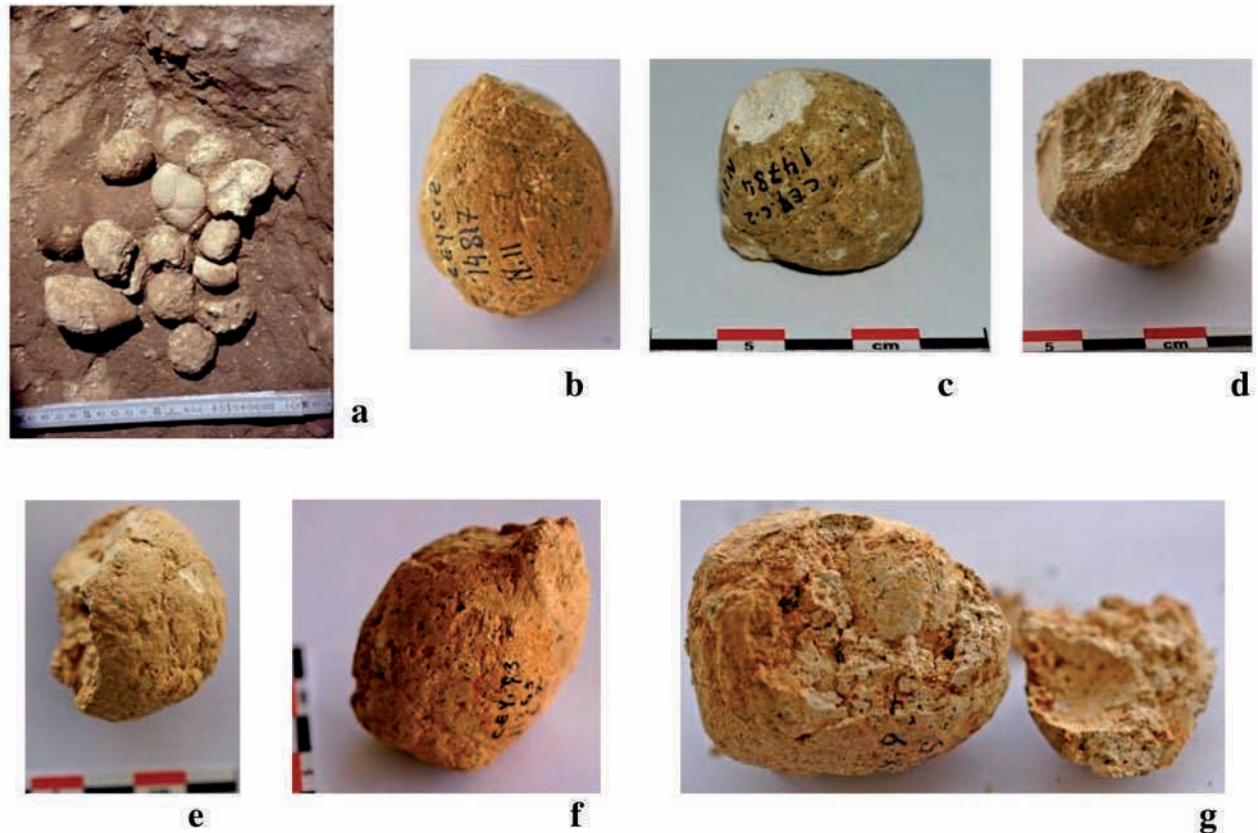


Fig. 2: Ceyssaguet (Haute-Loire). Coprolithes de *Pachycrocuta brevirostris* in situ (a: cliché M.-F. Bonifay) et échantillons soumis à l'analyse pollinique (b à g: clichés J. Argant). b: COP 14817; c et d: COP 14784 (c: vue de dessus, pointe cassée; d: vue de dessous, partie déprimée); e: 11365-1; f: 11365-2; g: 11365-3.

Fig. 2: Ceyssaguet (Haute-Loire). Coprolites of *Pachycrocuta brevirostris* in situ (a: photo M.-F. Bonifay) and samples treated for pollen analysis (b to g: photos J. Argant). b: COP 14817; c et d: COP 14784 (c: upper view, broken tip; d: lower view, depressed part); e: 11365-1; f: 11365-2; g: 11365-3.

emprisonnent les grains de pollen ingérés mis ainsi à l'abri de la destruction par les microorganismes aérobies. Leur contenu reflète nécessairement ce qu'un individu a absorbé sur un trajet précis, dans un cadre limité (local ou régional) et, par conséquent, les grains de pollen appartiennent aux végétaux fleurissant dans l'aire de déplacement de l'animal. Il n'est pas toujours possible par contre de préciser la saison avec certitude car des fleurs desséchées, ou du pollen tombé sur du feuillage, de l'herbe, des mousses, sur le sol ou sur un cadavre, peuvent représenter plusieurs époques de floraison. S'ils sont absorbés en même temps, le coprolithe peut montrer un mélange de grains de pollen représentant plusieurs saisons (Argant, 1990).

Enfin la présence de pollen n'est pas systématique, ni forcément abondante. Il est donc toujours préférable de pouvoir traiter plusieurs échantillons dans une même couche, ce qui est le cas ici où cinq échantillons provenant de la couche 2 fossilifère ont été retenus pour l'analyse.

Traitement des échantillons :

D'abord mesurés, pesés (tab. 1) et photographiés afin de les archiver car ils seront ensuite détruits, les coprolithes ont d'abord été nettoyés très soigneusement par brossage sévère sous courant d'eau afin d'éliminer toute cause de pollution extérieure et d'être sûr de ne traiter que leur contenu. Celui-ci est ensuite préparé suivant la méthode classique et efficace de concentration en liqueur

CEY.C.2	Long.	larg.	Masse (g.)	Vol. (cm3)	Remarques
14817	34,0	28	16,3	26	Très petits cristaux noirs et cristaux translucides (quartz ?)
14784	31,8	31	16,7	30	
11365-1	32,0	41	29,4	44	Base cassée laissant apercevoir nettement des fragments osseux > 1 cm, graviers, empreintes (fantômes) d'os, de poils ou de fibres végétales
11365-2	51,0	34	42,9	60	Fragments osseux visibles, cristaux de différentes couleurs, graviers
11365-3	33,8	34,6	25,0	30	Id. 11365-2

Tab. 1: Ceyssaguet (Haute-Loire). Liste et caractéristiques des coprolithes analysés.

Tab. 1: Ceyssaguet (Haute-Loire). List and characteristics of the analysed coprolites.

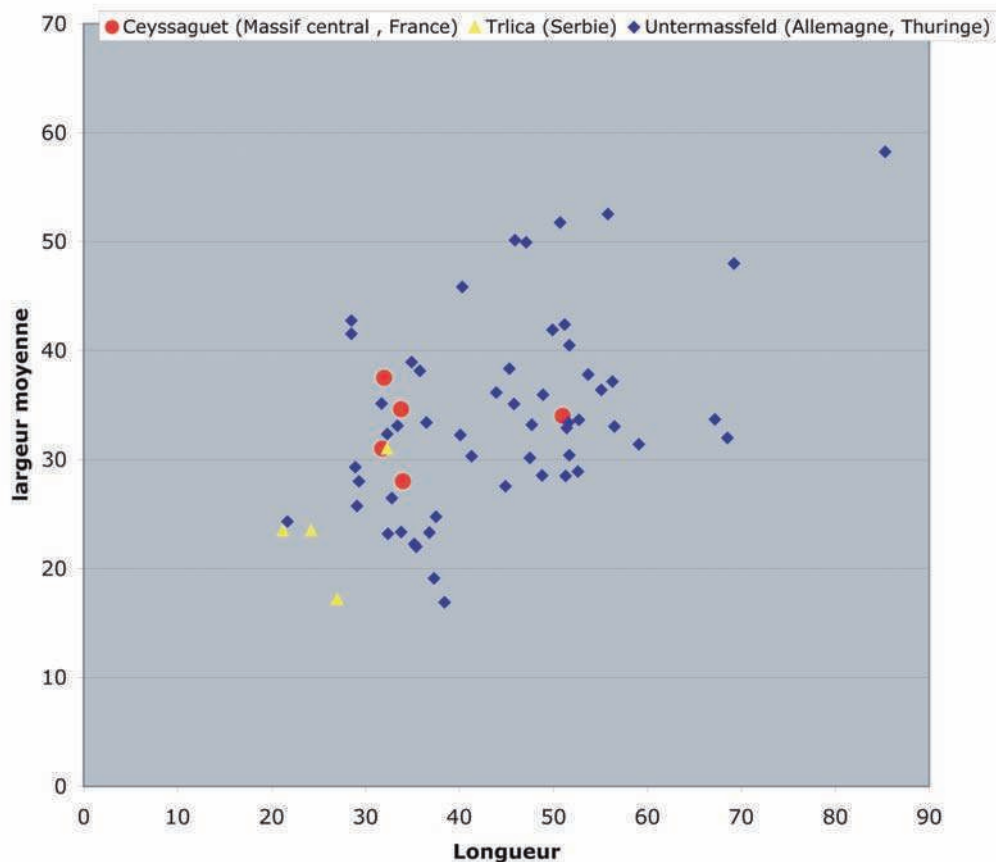


Fig. 3 : Taille des coprolithes de *Pachycrocuta brevisrostris* de trois gisements pléistocènes d'Europe : Ceyssaguet, Trlica (Argant & Dimitrijević, 2007) et Untermassfeld (Kahlke et al., 2001).

Fig. 3: Size of the coprolites of *Pachycrocuta brevisrostris* from three Pleistocene sites in Europe: Ceyssaguet, Trlica (Argant & Dimitrijević, 2007) and Untermassfeld (Kahlke et al., 2001).

dense comprenant les principales étapes suivantes : décarbonatation par l'acide chlorhydrique (33 % à froid), désilicification par l'acide fluorhydrique (40 % à froid), traitement par la potasse à chaud (10 min.), concentration en liqueur dense (liqueur de Thoulet $d = 2$) après mixage et centrifugation, dilution du culot dans la glycérine et montage entre lame et lamelle de la totalité du culot.

3 - RÉSULTATS DE L'ANALYSE POLLINIQUE

Dans tous les cas le comptage (tab. 2) a été effectué sur la totalité du culot obtenu après la préparation physico-chimique.

Série 11365 :

Sur les trois coprolithes de la série, 11365, 11365-1 et 11365-3 sont stériles. Le troisième, 11365-2 ne contient que 8 grains de pollen : ce sont surtout des grains de pollen d'arbres : pin, aulne et genévrier, auxquels s'ajoute un pollen de Poaceae. Par contre on observe la présence de deux sortes d'algues d'eau douce : le genre *Pedias-trum*, hôte des eaux riches en nutriments, représenté par deux individus et le genre *Botryococcus*, très abondant (75 colonies). Ces algues ont très vraisemblablement été absorbées avec l'eau de boisson provenant probablement d'une pièce d'eau stagnante.

Coprolithe 14817 :

Ce coprolithe livre 79 grains de pollen au total, avec 17 taxons déterminés.

Le pollen d'arbre est largement dominant. Parmi les 52 grains dénombrés, 34 appartiennent au genre *Pinus* (pin), qui semble donc présent dans l'environnement très proche. Dans ce contexte, une pinède très éloignée aurait en effet peu de chance d'être représentée par un aussi grand nombre de grains de pollen. *Abies*, le sapin, est également bien représenté avec 5 grains de pollen. Puis viennent les feuillus : *Quercus* (chêne), *Corylus* (noisetier), *Betula* (bouleau), *Alnus* (aulne), *Fraxinus* (frêne). Les quatre derniers taxons, exigeants en lumière, suggèrent un tissu forestier peu serré, probablement discontinu, ce que confirme la présence de *Juniperus* (genévrier). Vingt-sept grains de pollen, appartenant à neuf taxons herbacés montrent qu'il existait aussi des espaces ouverts occupés principalement par les Poaceae, *Plantago* (le plantain), *Rumex* (l'oseille), diverses Composées (Cichorioideae, Asteraceae type *Achillea*). Des taxons de milieu humide tel *Typha* (la massette) et les Cyperaceae, rappellent la proximité de points d'eau indiqués également par la présence de l'aulne et déjà suggérés par les algues signalées dans le coprolithe 11365-2.

Coprolithe 14784 :

Moins riche que le précédent, ce coprolithe contient 32 grains de pollen et spores, parmi lesquels se trouvent

Coprolithes de <i>Pachycrocuta brevirostris</i> - CEYSSAGUET 93 - n. II c.2						Résultats cumulés	
	CEY 93	CEY 93	CEY 93	CEY 93	CEY 93	14817 et 14784	
Référence fouille	14817	14784	11365-1	11365-2	11365-3	n	%
<i>Pinus</i>	34	3		2		37	33,33
<i>Abies</i>	5					5	4,50
<i>Cedrus</i>		1				1	0,90
<i>Fagus</i>		6				6	5,41
<i>Quercus</i>	2	5				7	6,31
<i>Corylus</i>	1	6				7	6,31
<i>Betula</i>	1	1				2	1,80
<i>Alnus</i>	6	4		3		10	9,01
<i>Juniperus</i>	2			1		2	1,80
<i>Fraxinus</i>	1					1	0,90
<i>Ulmus</i>		1				1	0,90
AP	52	27	0	6	0	79	71,17
NAP	25	0	0	1	0	25	22,52
Spores	0	4	0	1	0	4	3,60
POACEAE	10			1		10	9,01
<i>Plantago</i>	2					2	1,80
<i>Rumex</i>	2					2	1,80
ASTERACEAE	1					1	0,90
APIACEAE	1					1	0,90
CICHORIOIDEAE	2					2	1,80
RANUNCULACEAE	2					2	1,80
CYPERACEAE	4					4	3,60
<i>Typha latifolia</i>	1					1	0,90
Indéterminé	2	1				3	2,70
Spores trilètes		4		1		4	3,60
TOTAL	79	32	0	8	0	111	
<i>Botryococcus</i>				75			
<i>Pediastrum</i>				2			

Tab. 2: Ceyssaguet (Haute-Loire). Analyse pollinique de cinq coprolithes de *Pachycrocuta brevirostris*.

Tab. 2: Ceyssaguet (Haute-Loire). Pollen analysis of five coprolites of *Pachycrocuta brevirostris*.

trois nouveaux taxons d'arbres : *Cedrus* (le cèdre), *Fagus* (le hêtre) et *Ulmus* (l'orme). Par contre aucune herbacée n'y a été observée. Les photos de la figure 4 montrent la conservation généralement très bonne des grains de pollen, mais certains sont parfois déchirés (photos 1, 2, 3 et 13).

4 - DISCUSSION - INTERPRÉTATION

4.1 - REPRÉSENTATIVITÉ DES SPECTRES OBTENUS

Origine du pollen - Aire géographique représentée

Le nombre de grains de pollen extraits de ces cinq coprolithes paraît évidemment faible par rapport au contenu habituel d'autres sédiments, tourbes ou argiles organiques par exemple, mais il est compensé par la garantie d'un matériel pollinique représentatif de la végétation contemporaine des animaux. En effet le pollen ingéré provient

nécessairement du milieu végétal dans lequel les hyènes ou leurs proies ont évolué. L'aire géographique reflétée dépend donc de l'amplitude des déplacements effectués par l'animal. D'après les observations réalisées sur les hyènes actuelles, la distance parcourue dépend entre autre de leur mode de nourriture et on distingue celles qui se nourrissent surtout de cadavres abandonnés par les autres prédateurs telle *Crocuta crocuta* et celles qui chassent et tuent une partie de leurs proies, telle *Hyaena brunnea*. Selon Forbes *et al.* (1986), le déplacement des individus varie de 10 km pour la première à 30 km pour la seconde, mais Mills (1989) indique pour *Crocuta crocuta* un rayon de 50 km autour de sa tanière. Il devait en être de même pour *Pachycrocuta brevirostris* qui, tout en se nourrissant de cadavres, était sans doute, d'après la morphologie de sa denture, un chasseur plus actif que *Crocuta crocuta* (Tsoukala, 2004). Les coprolithes donnent donc généralement une image représentant la végétation régionale, comme largement vérifié sur les excréments actuels de Hyénidés (Scott, 1987 ; Carrión *et al.*, 2001).

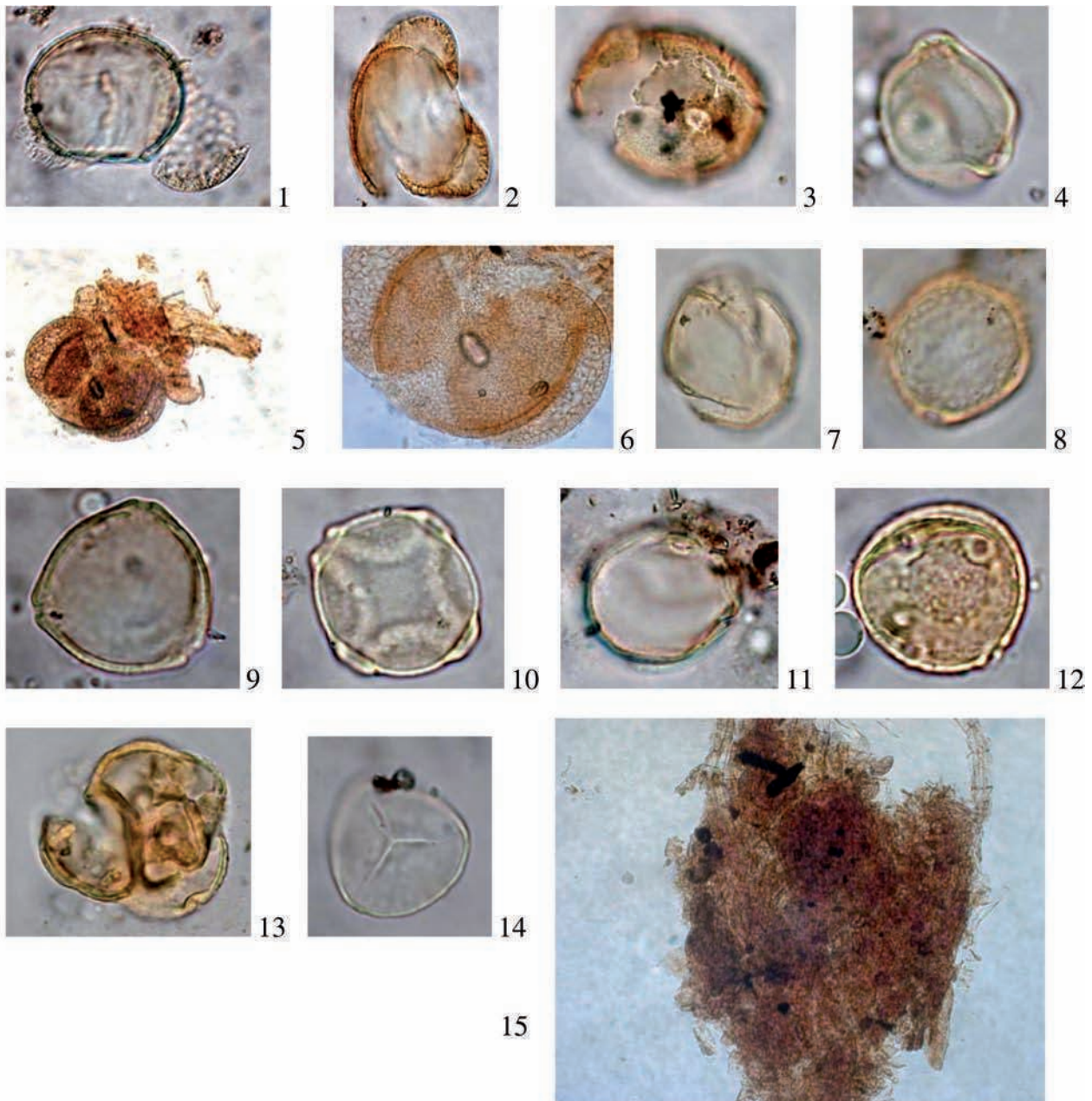


Fig. 4: Ceyssaguet 93 - N II - couche 2. Grains de pollen extraits des coprolithes 14817 (n° 5, 6, 11, 12, 13 et 15) et 14784 (n° 1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10 et 14), clichés J. Argant. (1) *Pinus* (grain déchiré) (50 µm); (2) *Cedrus* (65 µm); (3) *Fagus* (25 µm); (4) *Betula* (20 µm); (5) Amas de débris végétaux avec pollen d'*Abies*, *Pinus* et *Cyperaceae*; (6) *Abies* (détail de la photo 5); (7) *Quercus* (25 µm); (8) *Ulmus* (25 µm); (9) *Corylus* (25 µm); (10) *Alnus* (20 µm); (11) *Poaceae* (25 µm); (12) *Plantago* (25 µm); (13) *Typha latifolia* (35 µm); (14) Spore trilète (*Sphagnum*?); (15) Amas comprenant plusieurs grains de pollen de *Pinus*, *Abies*, *Quercus*, *Alnus*, *Rumex*, *Poaceae*, et *Apiaceae*.

Fig. 4: Ceyssaguet 93- N II - layer 2. Pollen grains from coprolites 14817 (no. 5, 6, 11, 12, 13 and 15) and 14784 (no. 1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10 and 14), clichés J. Argant. (1) *Pinus* (torn grain) (50 µm); (2) *Cedrus* (65 µm); (3) *Fagus* (25 µm); (4) *Betula* (20 µm); (5) Mass of pieces of vegetal matter with pollen of *Abies*, *Pinus* and *Cyperaceae*; (6) *Abies* (détail of photo 5); (7) *Quercus* (25 µm); (8) *Ulmus* (25 µm); (9) *Corylus* (25 µm); (10) *Alnus* (20 µm); (11) *Poaceae* (25 µm); (12) *Plantago* (25 µm); (13) *Typha latifolia* (35 µm); (14) Spore trilète (*Sphagnum*?); (15) Mass of pollen grains of *Pinus*, *Abies*, *Quercus*, *Alnus*, *Rumex*, *Poaceae* and *Apiaceae*.

Quantité de pollen conservé

Les résultats précédents montrent que le nombre de grains de pollen et spores conservés est variable suivant les coprolithes, toujours faible, certains étant même complètement stériles. Ce constat est fréquent avec les coprolithes du Villafranchien (Scott *et al.*, 2003; Argant, 2004; Carrión *et al.*, 2009) alors que beaucoup de coprolithes du Pléistocène moyen ou plus récents sont souvent très riches en pollen. L'ancienneté du matériel et les conditions de conservation sont supposées être la cause

de cette pauvreté, mais les études taphonomiques sur ce sujet sont encore à développer. Il ne faut pas écarter par exemple le rôle de la saison ni des circonstances d'absorption du pollen.

De ce fait chaque échantillon ne peut livrer évidemment qu'un aperçu partiel de l'environnement végétal et l'exploitation statistique des résultats en est limitée. Dans le cas présent, les cinq coprolithes analysés proviennent du même ensemble paléontologique de la couche 2 et donnent deux spectres (14817 et 14784) qui se vérifient

et se complètent mutuellement avec 111 grains au total, 21 taxons polliniques. Le coprolithe 11365-2 livre de plus deux sortes de microfossiles non polliniques d'eau douce. Ce bilan n'est pas négligeable et entre dans la moyenne des nombres de taxons constatés dans le cas d'études similaires [par exemple la grotte de San Teodoro en Sicile (Yll *et al.*, 2006) ou les sites de Torrejones et Villacastín en Espagne centrale (Carrión *et al.*, 2007)]. On peut donc admettre qu'ils donnent des renseignements applicables à l'ensemble de la faune de la couche 2 et en tirer des éléments qualitatifs sur le paysage, d'autant plus intéressants qu'ils sont ici la seule source d'information disponible sur l'environnement du site paléontologique.

Afin de faciliter la lecture des résultats, les comptages ont été regroupés (tab. 2) pour permettre le calcul de pourcentages. On observe d'abord la prédominance du pollen d'arbres, conifères surtout et feuillus, mais l'ensemble des taxons semble correspondre à une mosaïque de milieux :

- zones humides avec arbres et herbacées hygrophiles (*Alnus*, Cyperaceae, *Typha*),
- forêt tempérée de feuillus mésothermophiles à *Quercus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Corylus*,
- forêt tempérée mixte à caractère montagnard avec *Abies* et *Fagus* exigeants en humidité atmosphérique,
- milieux ouverts à Poacées et autres herbacées (*Plantago*, *Rumex*, Cichorioideae) pouvant comprendre des zones de boisement peu serré avec *Pinus*, *Betula*, et *Juniperus*.

4.2 - COMPARAISON AVEC D'AUTRES SITES DU PLÉISTOCÈNE ANCIEN ET INTERPRÉTATION

Les données paléoenvironnementales sur cette période finale du Villafranchien sont encore rares. Pendant longtemps, aucun site en Méditerranée occidentale ne possédait de série capable de fournir l'enregistrement continu de l'évolution phytoclimatique entre 2,5 Ma et 1 Ma (Brugal *et al.*, 1990). Les références existant pour les Pays-Bas et l'Italie méridionale (Zagwijn, 1985; Combourieu-Nebout, 1987), restent discontinues. Dans l'Hérault, les sites paléontologique de Nogaret (Brugal *et al.*, 1990) et paléobotanique de Bernasso (Ambert *et al.*, 1990) livrent une documentation botanique détaillée, mais se situent entre 2 Ma et 1,5 Ma environ. Des résultats ponctuels existent pour d'autres sites paléontologiques, par exemple pour Saint-Vallier (Leroi-Gourhan, 1973; Argant, 2004), Peyrolles (Valli *et al.*, 2006), mais il s'agit toujours de sites d'âge supérieur à 1,5 Ma. En France, le seul site d'un âge comparable à celui du gisement de Ceyssaguet (aux environs de 1,2 Ma) et ayant fourni un diagramme pollinique est la grotte du Vallonnet (Alpes-Maritimes), sur le rivage méditerranéen (Renault-Miskovsky & Girard, 1988).

Récemment, plusieurs longues séquences lacustres en Espagne et en Italie sont venues combler les lacunes des connaissances concernant l'intervalle 1,5-1,2 Ma : Lake Banyoles en Catalogne (Leroy, 2008), Pianico-Séllere (Moscariello *et al.*, 2000), Leffe (Ravazzi & Rossignol, 1995; Ravazzi & Moscariello, 1998; Ravazzi *et al.*, 2004), Fornaci di Ranica en Italie du Nord (Breda *et*

al., 2005; Ravazzi *et al.*, 2005). Mais malgré l'importance des données fournies, il est généralement difficile d'établir le lien précis entre les sédiments lacustres et les faunes de mammifères qui vivaient autour des lacs.

Le site de Leffe reste cependant à cet égard exceptionnel car ce vaste bassin lacustre des Préalpes de Lombardie a livré plusieurs séries de fossiles animaux et végétaux recueillis depuis le début du XIX^e siècle jusqu'en 1956 au cours d'exploitations minières dans les sédiments organiques formés entre 1,5 et 0,95 Ma. D'autre part l'analyse pollinique des carottages effectués au centre du bassin a permis d'établir une importante documentation sur l'évolution de la végétation du Pléistocène inférieur. Enfin, les sédiments adhérant encore sur les pièces squelettiques recueillies autrefois, riches en pollen, ont permis d'obtenir des spectres polliniques pour chaque squelette, qui ont pu être mis ensuite en relation fiable avec l'enregistrement pollinique au centre du bassin (Ravazzi *et al.*, 2009). L'étude montre entre autre que *Mammuthus meridionalis* et les Cervidae ont toujours évolué dans un milieu forestier, tantôt fermé tantôt plus ou moins ouvert allant de la chênaie mixte à la forêt boréale à conifères (*Tsuga*, *Picea*, *Abies*, et *Cedrus*) en passant par la forêt à Juglandaceae (*Carya*, *Pterocarya*, et *Juglans*). Ils trouvaient suffisamment d'herbacées dans les clairières et sur les rives du lac garnies d'une riche végétation de ripisylve mais aussi de zones à héliophytes et aquatiques.

Malgré l'aspect ponctuel des résultats, le contenu des coprolithes de Ceyssaguet suggère une juxtaposition de biotopes s'expliquant assez facilement par la topographie et dénoterait des conditions tempérées localement humides et fraîches avec des formations forestières occupant alors peut-être les pentes du relief volcanique. Ce relief qui culmine aujourd'hui à 900 m d'altitude devait être plus élevé au moment de la formation du gisement avant l'érosion du volcan. Dans cette hypothèse on peut supposer que hêtres et sapins pouvaient occuper les zones proches du sommet, la chênaie mixte le bas des pentes. Toutefois cette dernière formation pouvait exister également sur les rives de la Loire moins encaissée qu'aujourd'hui où elle coule actuellement à 300 m en contrebas, à moins d'un kilomètre du site. La présence d'eau, lacs et sources, pouvait attirer les herbivores à la recherche des prairies correspondant aux milieux ouverts suggérés par le pollen des herbacées et qui pouvaient être surtout développés sur le grand plateau de Rachat au sud-ouest du site et à même altitude (850 m environ).

Les indications données par la faune de Ceyssaguet correspondent-elles à celles données par la palynologie ? Quelques interprétations écologiques ont été tentées sur la base de l'étude paléontologique des molaires supérieures et des os des membres des Cervidae et la comparaison avec les espèces africaines actuelles (Kaiser & Croitor, 2004). Les Cervidae les plus communs sur le site, *Eucladoceros ctenoides* et *Metacervos rhenanus*, paraissent plutôt adaptés aux espaces ouverts où ils se nourrissent essentiellement d'herbe. Cependant, le cerf à grands bois, *Praemegaceros obscurus*, est décrit comme un brouteur de feuilles et de rameaux qui peut donc s'accommoder

d'un couvert forestier. La mosaïque de milieux évoquée par l'analyse pollinique des coprolithes paraît donc bien en accord avec les exigences de la faune. D'autre part cette mosaïque est tout à fait comparable à ce qu'indiquent certains spectres liés à la faune de *Mammuthus meridionalis* de Leffe (par exemple: individu D, ST-5, sous-unité 9, Ravazzi *et al.*, 2009), où on retrouve les mêmes communautés végétales représentées en proportions voisines. Par contre, l'absence à Ceyssaguet de taxons aujourd'hui exotiques, tels *Tsuga* ou *Carya* par exemple, pose question par rapport à Leffe et à toutes les séquences du Pléistocène inférieur où ils apparaissent toujours. Il faut remarquer que, curieusement, ces taxons manquent régulièrement dans les coprolithes villafranchiens étudiés: Saint-Vallier (Drôme) (Argant, 2004), Trlica (Montenegro) (Argant & Dimitrijevi, 2007), Senèze (Haute-Loire), ce qui n'est peut-être qu'une simple coïncidence. Les coprolithes ne donnent qu'un aperçu partiel de la végétation, ce qui peut-être une explication envisageable. Il faudrait pouvoir analyser un grand nombre de coprolithes de ces périodes pour émettre éventuellement d'autres hypothèses sur cette absence.

5 - CONCLUSION

L'analyse palynologique de cinq coprolithes de *Pachycrocuta brevirostris* extraits d'un même ensemble paléontologique (couche 2) du site de Ceyssaguet (Lavoûte-sur-Loire, Haute-Loire) apporte pour ce gisement la seule information possible sur l'environnement végétal. Le nombre de grains de pollen trouvé est réduit dans chaque coprolithe comme c'est parfois le cas. Néanmoins, considérés globalement, ces coprolithes permettent de dénombrer plus d'une centaine de grains et 21 taxons (11 d'arbres et 10 d'herbacées et fougères) en donnant une idée qualitative de la végétation régionale vers 900 m d'altitude, non loin de la vallée de la Loire proche. Les indications recueillies, prises avec prudence, sont précieuses dans la mesure où les longues séquences polliniques des bassins lacustres montrent que les conditions environnementales et climatiques changent très souvent au cours du Villafranchien. Un même type d'assemblage de faune a donc pu connaître des paysages variés, et ne peut par conséquent fournir à lui seul les éléments suffisants de description de l'environnement. Par contre, le contenu pollinique des coprolithes, contemporain de la faune découverte au pied du volcan de Ceyssaguet offre la certitude que les végétaux représentés étaient bien là régionalement. Mais il ne permet évidemment pas d'affirmer que les taxons absents de l'analyse, et en particulier ici les espèces «exotiques» aujourd'hui disparues du Massif central (notamment *Tsuga* et les Juglandacées) manquaient dans le paysage. L'altitude relativement élevée (900 m) et l'activité volcanique de ce secteur seraient sans doute des facteurs à prendre en compte dans l'interprétation des résultats, mais les données dont nous disposons actuellement sont trop limitées pour apprécier leur rôle au niveau du climat et de la répartition des végétaux à Ceyssaguet à cette époque.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Agnès Gauthier et Hervé Richard pour leur lecture attentive du manuscrit et leurs critiques constructives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBERDI M.T., CALOI L., & PALOMBO R.M., 1998 - Large mammal associations from the Early Pleistocene: Italy and Spain. *Mededelingen - Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO*, **60**, 521-532.
- AMBERT P., BOVEN A., LEROY S., LÖVLIE R., & SERET G., 1990 - Révision chronostratigraphique de la séquence paléobotanique de Bernasso (Escandorgue, Midi de la France). *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, physique, chimie, sciences de l'univers, sciences de la terre*, **311** (3), 413-419.
- AOUADI N., 2001 - *Équidés pléistocènes non caballins en Europe du Sud*. Thèse de Doctorat, Université de Provence - Aix-Marseille I, Aix-en-Provence, 465 p.
- AOUADI N., & BONIFAY M.-F., 1998 - Études paléontologique et taphonomique des restes de Proboscidiens (Ceyssaguet, Haute-Loire). *Bulletin du Musée d'Anthropologie Préhistorique de Monaco*, **39**, 18-27.
- ARGANT J., 1990 - Climat et environnement au Quaternaire dans le Bassin du Rhône d'après les données palynologiques. *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, **111**, 1-199.
- ARGANT J., 2004 - Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France): palynologie. *Geobios*, **37** (S1), S81-S90.
- ARGANT J., & DIMITRIJEVIĆ V., 2007 - Pollen analyses of Pleistocene hyaena coprolites from Montenegro and Serbia. *Geološki Anali Balkanskoga Poluostrva*, **68**, 73-80.
- BONIFAY M.-F., 1984 - Lavoûte-sur-Loire: Ceyssaguet. *Gallia Informations*, **27** (2), 329-30.
- BONIFAY M.-F., 1986 - Lavoûte-sur-Loire: Ceyssaguet. *Gallia Informations*, **29** (2), 270-271.
- BONIFAY M.-F., 1989 - Lavoûte-sur-Loire: Ceyssaguet. *Gallia Informations*, **32** (1), 21-23.
- BONIFAY M.-F., 1996 - The importance of mammalian faunas from the early Middle Pleistocene of France. In C. Turner (ed.), *The early Middle Pleistocene in Europe*. A.A. Balkema, Rotterdam & Brookfield, 225-262.
- BREDA M., PINI R., & RAVAZZI C., 2005 - The palaeoenvironment of *Cervales latifrons* (Johnson, 1874) from Fornaci di Ranica (late Early Middle Pleistocene, Northern Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **216** (1/2), 99-118.
- BRUGAL J.-P., AMBERT P., BANDET Y., LEROY S., ROIRON P., SUC J.-P., & VERNET J.-L., 1990 - Mammifères et végétaux du maar Pliocène final de Nogaret (Escandorgue: Hérault, France). *Geobios*, **23** (2), 231-247.
- BRYANT V.M., & DEAN G.D., 2006 - Archaeological coprolite science: The legacy of Eric O. Callen (1912-1970). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **237** (1), 51-66.
- CARRIÓN J.S., RIQUELME J.A., NAVARRO C., & MUNUERA M., 2001 - Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in Southern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **176** (1/4), 1-13.
- CARRIÓN J.S., SCOTT L., ARIBAS A., FUENTES N., GIL-ROMERA G., & MONTOYA E., 2007 - Pleistocene landscapes in central Iberia inferred from pollen analysis of hyena coprolites. *Journal of Quaternary Science*, **22** (2), 191-202.
- CARRIÓN J.S., FERNÁNDEZ S., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ P., LEROY S.A.G., DAILEY G.N., LÓPEZ-SÁEZ J.A., BURJACHS F., GIL-ROMERA G., GARCIA-ANTÓN M., GIL-GARCIA M.J., PARRA I., SANTOS L., LÓPEZ-GARCIA, YLL E.I., & DUPRÉ M., 2009 - Quaternary pollen analysis in the Iberian Peninsula: the value of negative results. *Internet Archaeology*, **25**, 1-53.
- COMBOURIEU-NEBOUT N., 1987 - *Les premiers cycles glaciaire-interglaciaire en région méditerranéenne d'après l'analyse palynologique de la série plio-pléistocène de Crotone (Italie méridionale)*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 161 p.
- CROITOR R., & BONIFAY M.-F., 2001 - Étude préliminaire des cerfs du gisement Pléistocène inférieur de Ceyssaguet (Haute-Loire). *Paléo*, **13**, 129-144.

- FORBES P., MACKETH B., & PEDERBY R., 1986** - *Les Carnivores et les Édentés*. France Loisirs, Paris, 150 p.
- HORWITZ L.K., & GOLDBERG P., 1989** - A Study of Pleistocene and Holocene Hyaena Coprolites. *Journal of Archaeological Science*, **16** (1), 71-94.
- KAISER T.M., & CROITOR R., 2004** - Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceyssaguet (Haute-Loire). *Geodiversitas*, **26** (4), 661-674.
- KAHLKER-D., DUBROVLA., KEILER J.-A., MUSIL R., SOTNIKOVA M.V., TURNER A., & WOLSAN M., 2001** - Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen), Teil 2. *Monographien - Römisch-Germanisches Zentralmuseum*, **40** (2), 419-698.
- LARKIN N., ALEXANDER J., & LEWIS M., 2000** - Using experimental studies of recent faecal material to examine hyaena coprolites from the West Runton Freshwater Bed, Norfolk, England. *Journal of Archaeological Science*, **27** (1), 19-31.
- LEROI-GOURHAN A., 1966** - L'analyse pollinique des coprolithes. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, **63** (5), 163-164.
- LEROI-GOURHAN A., 1973** - Les cèdres « villafranchiens » de Saint-Vallier (Isère). *Bulletin de l'Association Française pour l'Étude du Quaternaire*, **10** (1), 25-30.
- LEROY S., 2008** - Vegetation cycles in a disturbed sequence around the Cobb-Mountain subchron in Catalonia (Spain). *Paleolimnology*, **40** (3), 851-868.
- MARTILL D.M., 1994** - La fossilisation instantanée. *La Recherche*, **269**, 996-1002.
- MILLS M.G.L., 1989** - The comparative behavioural ecology of hyenas: the importance of diet and food dispersion. In J.L. Gittleman (ed.), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London, 125-142.
- MOSCARIELLO A., RAVAZZI C., BRAUER A., CHIESA S., MANGILI C., DE BEAULIEU J.-L., REILLE M., & ROSSI S., 2000** - A long lacustrine record from the Pianico-Séllere Basin (Middle - Late Pleistocene, Northern Italy). *Quaternary International*, **73/74**, 47-78.
- RAVAZZI C., & ROSSIGNOL-STRICK M., 1995** - Vegetation change in a climatic cycle of Early Pleistocene age in the Leffe Basin (Northern Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **117** (1/2), 105-122.
- RAVAZZI C., & MOSCARIELLO A., 1998** - Sedimentation, palaeoenvironmental evolution and time duration of earliest Pleistocene climatic cycles in the 24-56 m FM-core interval (Leffe Basin, Northern Italy). *Mededelingen - Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO*, **60**, 467-490.
- RAVAZZI C., PINI R., & MUTTONI G., 2004** - The early Pleistocene vegetation history of the Alps in the complete pollen diagram of Leffe (Lombardia Pre-Alps, Northern Italy). *Abstracts of the 32nd International Geological Congress, Florence, 20-28 August 2004*, Firenze, 388.
- RAVAZZI C., PINI R., BREDA M., MARTINETTO E., MUTTONI G., CHIESA S., CONFORTINI F., & EGLI R., 2005** - The lacustrine deposits of Fornaci di Ranica (late Early Pleistocene, Italian Pre-Alps): stratigraphy, palaeoenvironment and geological evolution. *Quaternary International*, **131** (1), 35-38.
- RAVAZZI C., PINI R., & BREDA M., 2009** - Reconstructing the palaeoenvironments of the early Pleistocene mammal faunas from the pollen preserved on fossil bones. *Quaternary Science Reviews*, **28**, 2940-2954.
- RENAULT-MISKOVSKY J., & GIRARD M., 1988** - Palynologie du remplissage de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Nouvelles données chronologiques et paléoclimatiques. *L'Anthropologie*, **92** (2), 437-448.
- SCOTT L., 1987** - Pollen analysis of hyena coprolites and sediments from Equus Cave, Taung, Southern Kahlari (South Africa). *Quaternary Research*, **28** (1), 144-156.
- SCOTT L., FERNÁNDEZ-JALVO Y., CÁRRION J.S., & BRINK J., 2003** - Preservation and interpretation of pollen in hyaena coprolites: taphonomic observations from Spain and southern Africa. *Palaeontologia Africana*, **39**, 83-91.
- TSOUKALA E., & BONIFAY M.-F., 2004** - The early Pleistocene Carnivores (Mammalia) from Ceyssaguet (Haute-Loire). *Paléo*, **6**, 193-241.
- VALLI A.M.F., CARON J.-B., DEBARD E., GUÉRIN C., PASTRE J.-F., & ARGANT J., 2006** - Le gisement paléontologique villafranchien terminal de Peyrolles (Issoire, Puy-de-Dôme, France): résultats de nouvelles prospections. *Geodiversitas*, **28** (2), 297-317.
- YLL E.I., CARRIÓN J.S., MARRA A.C., & BONFIGLIO L., 2006** - Pollen in late Pleistocene hyena coprolites from San Teodoro Cave (Sicily, Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **237** (1), 32-39.
- ZAGWIJN W.H., 1985** - An outline of the Quaternary stratigraphy of The Netherlands. *Geologie en Mijnbouw*, **64**, 17-24.